Institut royal des Sciences naturelles de Belgique | Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

BULLETIN | MEDEDELINGEN

Tome XXXVII, n° 41 | Deel XXXVII, nr 41
Bruxelles, décembre 1961 | Brussel, december 1961

ENCORE LES BEHNINGIIDAE (EPHEMEROPTERA),

par Georges DEMOULIN (Bruxelles).

La systématique générale des Ephéméroptères est encore en pleine évolution, et cela grâce à l'accumulation de découvertes récentes dues à des chercheurs de plus en plus nombreux. Cette vérité, élémentaire pour les spécialistes du groupe, ne sera jamais assez répétée à l'intention des profanes... et même des entomologistes professionnels.

Pendant de nombreuses décades, les rapports phylétiques entre les différentes familles d'Ephémères ont paru très simples. Mais ce n'était là qu'une impression totalement subjective, due avant tout à la pauvreté de nos connaissances sur le sujet. La découverte, en des temps encore proches de nous, de formes à première vue « inclassables », dans un groupe remontant à une très haute antiquité, est venue troubler notre trop hâtive tranquillité d'esprit.

Sans doute, dans la plupart des cas, les vieilles théories sur les affinités des divers groupes restent, sinon inébranlables, du moins inébranlées. Mais il est certaines familles dont le statut est, depuis quelques années déjà, fort discuté. Chaque fait nouveau, chaque découverte imprévue viennent remettre tout en question. Tout est à revoir et, bien souvent, la solution définitive ne peut encore être qu'entrevue.

C'est le cas des *Neoephemeridae* et des *Prosopistomatidae*. C'est le cas aussi des *Behningiidae*. Cette famille est de découverte récente, puisque ses représentants ne sont décrits que depuis moins de quarante ans. Mais, dès le début, leur position systématique a été mise en discussion. Fallait-il les placer dans les *Oligoneuriidae*, ou les isoler dans une famille propre ? Actuellement, tout le monde apparemment admet la deuxième solution. Mais le problème n'en est pas résolu pour autant.

Qu'on le veuille ou non, créer une nouvelle coupe systématique peut être une obligation; mais ce peut également constituer une solution de facilité. C'est une lacune de notre logique de croire que la constitution

d'une famille nouvelle abolit tout problème. Sans doute, les caractères morphologiques peuvent imposer l'isolement d'une forme originale : c'est là l'aspect analytique de notre étude. Mais, immédiatement, un retour en arrière s'impose, en envisageant cette fois l'angle synthétique. Quant une nouvelle famille est érigée, il devient aussitôt nécessaire de questionner ses rapports avec les familles voisines.

Considérés sous cet angle, les *Behningiidae* posent indiscutablement un problème, dont l'origine est, en grande partie, due au fait que les premiers représentants de cette famille qui aient été découverts étaient justement parmi les plus spécialisés du groupe. Alors que les larves se montraient particulièrement originales, avec leurs trachéobranchies ventrales, leurs pattes inermes — les unes palpiformes, les autres aplaties en palettes —, leurs longues soies raides et leur double pelle frontale, les adultes se présentaient comme de parfaites copies de *Palingeniidae*. Pendant trente-cinq ans, ces formes, qui constituent le genre *Behningia* LESTAGE, sont restées les seuls *Behningiidae* connus et, aujourd'hui encore, sont les seuls dont les stades adultes aient été découverts et décrits.

Tout récemment (1959), G. F. EDMUNDS & J. R. TRAVER ont fait connaître une forme larvaire rappelant absolument celle des *Behningia*, mais que quelques caractères morphologiques permettent d'isoler dans un genre différent : *Dolania* EDMUNDS & TRAVER. Si l'adulte n'en est pas connu, on a cependant pu déchiffrer sommairement la nervation alaire. Celle-ci ne rappelle absolument pas celle des *Behningia* et des *Palingeniidae*. Avec son éventail de nervures cubitales à l'aile antérieure, elle fait plutôt penser aux *Polymitarcyidae*.

De toute façon, à ce stade de notre connaissance, rien ne nous empêche de classer les *Behningiidae* dans le vieux groupe « éphéméroïdien », et nul ne semble contester cette façon de voir. En 1959, G. F. EDMUNDS & J. R. TRAVER (loc. cit.), arguant des caractères larvaires, ont proposé de rapprocher les *Behningiidae* des *Potamanthidae*. Ces auteurs n'ont, à ce moment, nullement envisagé d'utiliser les caractères connus de nervation alaire, ni même de les expliquer sous l'angle de leur réalisation progressive. De mon côté (DEMOULIN, G., 1960), j'ai estimé que la description hypothétique de la larve ancestrale des *Behningiidae*, telle que la proposaient les deux auteurs américains, pouvait convenir à n'importe quelle famille « éphéméroïdienne », et n'autorisait donc pas le rapprochement avec les *Potamanthidae* plutôt qu'avec n'importe quelle autre famille dans le groupe envisagé. Reprenant les caractères de nervation, j'ai nettement distingué les caractères apparents, qui ont une valeur strictement systématique, des caractères potentiels évolutifs d'où doit procéder toute hypothèse quant à la phylogenèse. Je m'en suis donc tenu à mon point de vue de 1958 (DEMOULIN, G., Nouveau schéma de classification...), isolant les *Behningiidae*, les *Palingeniidae* et les *Mesephemeridae* (fossiles) dans une super-famille des *Palingenioidea*, et

laissant les autres « éphéméroïdiens » dans les *Ephemeroidea*. A cette occasion, j'ai encore émis quelques hypothèses sur la valeur primitive ou secondaire des caractères larvaires des *Behningiidae*.

Depuis lors, O. A. TSHERNOVA et O. J. BAJKOVA (1960) ont décrit un nouveau Behningiide, connu lui aussi seulement au stade larvaire : *Protobehningia*. Cette larve est vraiment curieuse, et demande un nouvel examen du problème des affinités de la famille à laquelle elle appartient.

En effet, *Protobehningia* a des trachéobranchies dorsales (!) et ses pattes portent des ongles bien formés. C'est-à-dire qu'elle manque des caractères principaux attribués classiquement aux larves behningiennes. Et pourtant, cette larve reste indiscutablement un Behningiide ! Voyons en détail ses traits structurels, tout en déplorant que les auteurs russes n'aient pas figuré avec plus de soin les trachéobranchies, qu'il est classique d'utiliser en pareil cas.

L'aspect général est vermidien, le corps bien plus allongé que chez les autres larves de la famille, et bien moins poilu, bien que porteur des longues soies raides habituelles. Le front est bifide, allongé en deux lobes arrondis et fortement pileux. Les yeux composés sont petits et, comme chez les autres Behningiides, engoncés dans un prothorax latéralement étiré vers l'avant. Les pièces buccales sont moins spécialisées que chez les larves déjà connues. Les mandibules sont, comme chez *Dolania*, d'allure carnassière, mais courtes et trapues, les canines courtes et épaisses, la mola inerme; les maxilles rappellent aussi celles de *Dolania*, mais leur palpe est bien moins développé, ne dépassant guère l'apex de la lacinia, avec l'articulation entre les 2e et 3e articles à peine marquée; le labium est de forme assez classique, les glosses et paraglosses de même grandeur, le palpe tri-articulé, court et épais. Les auteurs ne disent rien de l'hypopharynx.

Les pattes antérieures sont assez courtes, disposées de part et d'autre des pièces buccales (comme des maxillipèdes, teste O. A. TSHERNOVA et O. J. BAJKOVA, loc. cit.), couvertes de touffes de poils; le tibia, le tarse et l'ongle sont ankylosés en une pièce unique. Les pattes intermédiaires et postérieures rappellent assez bien celles des *Polymitarcyidae*, et portent de longues soies et d'assez nombreuses épines raides; l'articulation tibiotarsale est nette, et les ongles mobiles et bien développés.

L'abdomen est allongé, les urites I-IX croissant d'avant en arrière, avec de larges paranota étirés en pointe vers l'arrière, le Xe urite est court et dépourvu d'expansions. Tous ces segments sont renflés, les tergites se raccordant aux paratergites selon un angle marqué.

Les trachéobranchies sont au nombre de sept paires, celles de la première paire simples, constituées d'une tige basilaire portant une expansion plumeuse, largement frangée. Les autres trachéobranchies sont à double lame frangée. Sur l'animal vivant, elles reposent sur le plat des paratergites du segment suivant celui auquel elles appartiennent.

Les cerques et paracerque sont frangés bilatéralement, plus largement du côté interne. Leur longueur, la même pour les trois, équivaut approximativement aux deux cinquièmes de celle du corps.

Ces larves sont fouisseuses, et apparemment carnivores (teste O. A. TSHERNOVA & O. J. BAJKOVA, loc. cit.).

L'adulte n'est pas encore connu, mais on a pu déchiffrer entièrement sa nervation alaire. On notera surtout l'éventail des nervures cubitales de l'aile antérieure, rappelant celui des *Polymitarcyidae;* les nervures transverses sont assez abondantes, sauf à la marge externe. Je suis d'accord sur l'analyse de la nervation longitudinale proposée par les deux auteurs russes, sauf sur quelques points : à l'aile antérieure, leur RS^5 est pour moi R^{4+5}; à l'aile postérieure, dans leurs RS^5, MA^1 et MP je vois respectivement MA, MP^1 et MP^2. Il y a une IMP. Dans l'ensemble, la nervation alaire de *Protobehningia* rappelle étroitement celle de *Dolania,* et s'écarte par là de celle de *Behningia.*

Il est évident que si les hasards de la découverte n'en avaient pas décidé autrement, la diagnose originale de la famille des *Behningiidae* aurait été tout autre, et la gémination nervurale imaginale et les trachéobranchies ventrales larvaires de *Behningia* auraient été immédiatement reconnues pour ce qu'elles sont en réalité : un cas de spécialisation très poussée.

La découverte de *Protobehningia* m'oblige à reviser, au moins partiellement, mon opinion sur les rapports phylétiques des *Behningiidae* avec les familles voisines.

L'hypothèse que j'avais émise (DEMOULIN, G., 1960), selon laquelle il se pourrait que les larves de Behningiides n'aient jamais eu, dès le début, que des trachéobranchies ventrales, doit évidemment être abandonnée. On retiendra seulement que, très rapidement, ces larves ont manifesté, dans leur ontogénie, des phénomènes d'hétérochronie correspondant à une éclosion de plus en plus prématurée de formes conservant des caractères embryonnaires.

D'autre part, sans rien ôter à mes remarques antérieures (loc. cit.) sur l'évolution progressive de la gémination nervurale dans la famille des *Behningiidae,* les données fournies par *Protobehningia,* s'ajoutant à celles données par *Dolania,* permettent, à mon avis, de croire que, à l'origine, les Behningiides possédaient à l'aile antérieure un éventail cubital proche de celui des *Polymitarcyidae.*

Et ceci m'amène à penser que, sans doute, les limites que j'ai antérieurement assignées à la super-famille des *Palingenioidea* étaient trop étroites. En effet, la gémination nervurale qui se manifeste chez les formes les plus évoluées de Palingénioïdes, et qui existe par conséquent à l'état potentiel chez leurs formes plus archaïques, n'est pas le seul caractère important, même s'il leur est propre et en est l'essentiel.

De fait, les *Palingenioidea*, tels que je les ai conçus jusqu'à présent, montrent, au moins à l'origine, une nervation transverse abondante et régulière. D'autre part, tous ces Ephéméroptères possèdent une membrane alaire qui, au lieu d'être hyaline, est toujours laiteuse et comme teintée dans la masse. Mais alors, nous ne pouvons ignorer que d'autres familles « éphéméroïdiennes » présentent ces mêmes caractères, du moins dans leurs formes les moins spécialisées. Ce sont les *Euthyplociidae* et les *Polymitarcyidae*. Si l'on veut se rappeler ce qui a été dit plus haut des ressemblances que montrent les *Protobehningia* avec certains *Polymitarcyidae* quant à la nervation alaire imaginale et à la structure de certaines pattes larvaires, il paraîtra sans doute plus logique de ne laisser dans les *Ephemeroidea* que les *Potamanthidae*, les *Ichthybotidae*, les *Ephemeridae* et les *Neoephemeridae*. Les *Euthyplociidae* et les *Polymitarcyidae* seront intégrés dans les *Palingenioidea*.

Dans ce cas, il sera nécessaire de modifier la diagnose des deux super-familles en cause. Dans ma note de 1958, on remplacera les textes qui leur sont consacrés au bas de la page 13 et à la page 14 par ce qui suit :

2. Palingenioidea. — Cette super-famille comprendra les formes « éphéméroïdiennes » ayant des ailes laiteuses, non hyalines, ayant en principe une nervulation transverse abondante et régulière, avec, à l'aile antérieure, une CuP sinueuse. Ce sont les *Mesephemeridae*, *Palingeniidae*, *Behningiidae*, *Euthyplociidae* et *Polymitarcyidae*. Dans la plupart de ces familles, s'est développé progressivement un type particulier de nervation, qui touche de façon plus ou moins égale ou inégale les diverses formes et sexes : la gémination nervurale, qui débute au niveau des nervures radiales et médianes antérieures (MA^2 formant paire avec IMA), mais peut toucher également les médianes postérieures, puis les cubitales.

A l'origine, les quatre ailes sont subhomonomes, et le paracerque développé. Progressivement, l'aile II s'est réduite de la moitié de sa longueur initiale; les pattes, surtout celles des femelles, se sont souvent transformées en moignons; chez les mâles, les gonostyles, d'abord pluriarticulés (au moins un long article basilaire et 6 petits distaux) ont fini par devenir simples, quoique parfois hypertéliques. Le paracerque ne persiste plus actuellement que chez certaines femelles.

Les larves des formes les plus anciennes *(Mesephemeridae)* ne sont pas connues. Par contre, on sait que les familles actuelles ont toutes des larves fouisseuses; mais, si la plupart ont un type banal à mandibules pourvues de défenses, que l'on retrouvera dans la super-famille suivante, avec des trachéobranchies étalées *(Euthyplociidae)* ou rabattues sur le dos *(Palingeniidae, Polymitarcyidae)*, par contre les *Behningiidae* ont progressivement adopté un type différent, sans défenses mandibulaires, à pattes antérieures palpiformes et pattes postérieures aplaties et inermes.

3. Ephemeroidea. — Cette super-famille est reprise de G. F. EDMUNDS & J. R. TRAVER, mais en l'amputant d'une bonne partie de son contenu, puisqu'elle ne comprend plus que les formes qui, ayant à l'aile I une CuP sinueuse, montrent une membrane hyaline et des nervures transverses moins nombreuses et plus irrégulièrement disposées. Il n'y a jamais de gémination nervurale. Les caractères distinctifs entre familles sont, chez les adultes, toujours peu importants, quoique constants.

Chez les larves, on reconnaît deux types bien tranchés. Le premier, nettement dominant, rappelle celui des *Palingeniidae* et des *Polymitarcyidae* : ce sont des larves « fouisseuses », si l'on entend par là un type morphologique plutôt qu'éthologique. Chez toutes les formes connues *(Ichthybotidae, Potamanthidae, Ephemeridae)*, les mandibules portent des défenses qui, en prenant de l'importance, se recourbent progressivement vers l'extérieur. Si les trachéobranchies sont encore étalées latéralement chez les *Potamanthidae*, elles sont déjà devenues dorsales chez les *Ichthybotidae* et les *Ephemeridae*.

Le second type larvaire... (cfr. G. DEMOULIN, 1958, p. 14, en bas).

RÉSUMÉ.

Nouvelle étude des caractères évolutifs et des affinités phylétiques des *Behningiidae*. Redéfinition des super-familles *Palingenioidea* et *Ephemeroidea*.

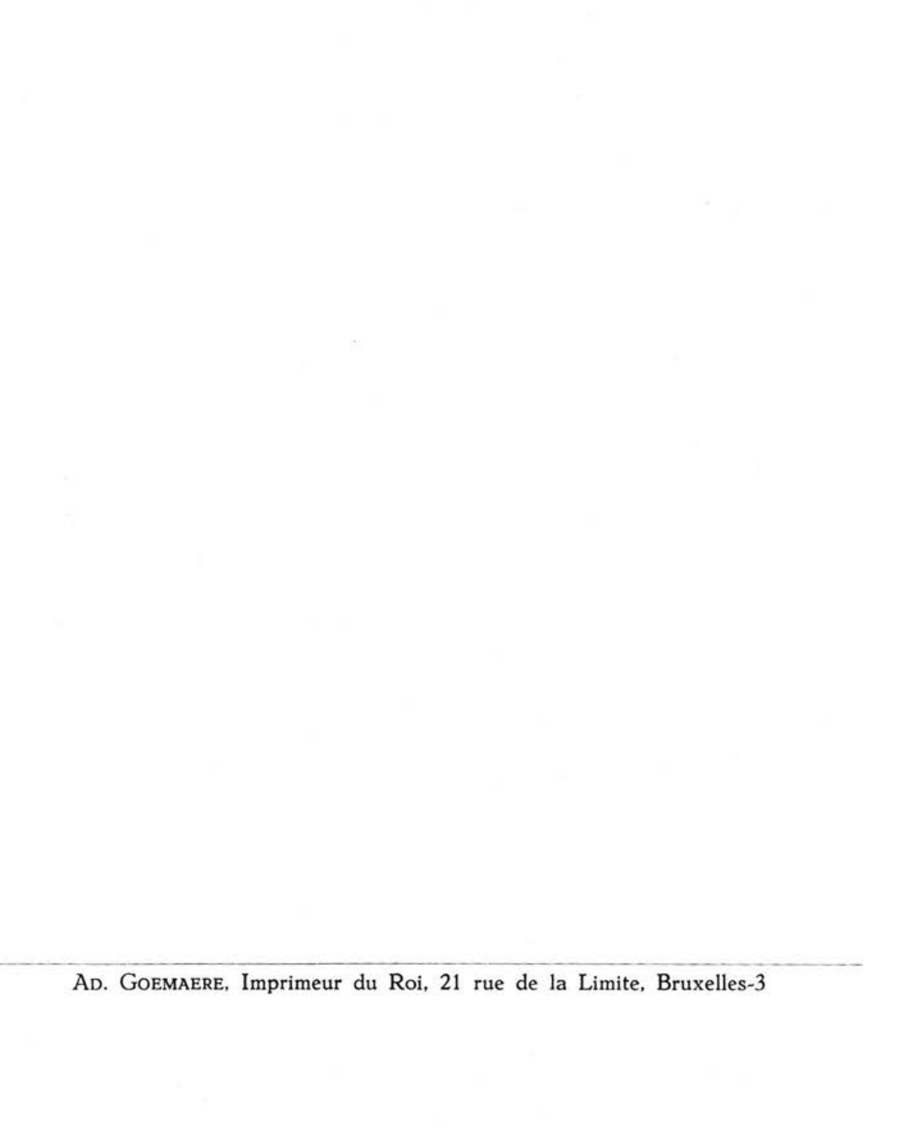
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

DEMOULIN, G.
1958. *Nouveau schéma de classification des Archodonates et des Ephéméroptères.* (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXXIV, 27.)
1960. *Que sait-on des affinites phylogénétiques des Behningiidae (Ephemeroptera) ?* (Loc. cit., XXXVI, 32.)

EDMUNDS, G. F. & J. R. TRAVER.
1959. *The Classification of the Ephemeroptera. I. Ephemeroidea : Behningiidae.* (Ann Ent. Soc. Amer., LII, p. 43.)

TSHERNOVA, O. A. & J. A. BAJKOVA.
1960. *Un nouveau genre d'Ephémères (Ephemeroptera Behningiidae).* (Rev. Entom. U. R. S. S., XXXIX, p. 410.) (En russe.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.



AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, 21 rue de la Limite, Bruxelles-3